

## ヒバマタ目（褐藻綱）の気胞内髓糸の形態

高橋昭善<sup>a</sup>, 井上 熊<sup>b</sup>, 田中次郎<sup>a</sup>

<sup>a</sup>東京水産大学 108-8477 東京都港区港南 4-5-7

<sup>b</sup>筑波大学 305-8572 つくば市天王台 1-1-1

## Morphology of the Vesicle's Medullary Strand in Fucales (Phaeophyceae)

Akiyoshi TAKAHASHI<sup>a</sup>, Isao INOUYE<sup>b</sup> and Jiro TANAKA<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Department of Aquatic Biosciences, Tokyo University of Fisheries, Konan 4-5-7, Minato-ku, Tokyo, 108-8477 JAPAN;

<sup>b</sup>Department of Biology, Tsukuba University, Ten-nodai 1-1-1, Tsukuba, Ibaraki, 305-8572 JAPAN

(Received on March 24, 2000)

A transparent filament is observed for the first time inside the vesicles in several members of the order Fucales, and it is called "vesicle's medullary strand". Among 26 taxa of the Fucales examined in the present study, six species, *Hizikia fusiformis*, *Myagropsis myagroides*, *Sargassum horneri*, *S. kushimotoense*, *S. patens*, *S. pinnatifidum* possess the vesicle's medullary strands, which consist of 100–150 filaments which are morphologically similar to the filaments running through the medulla of leaf and branch. It is concluded that the presence or absence of the vesicle's medullary strand can be used as a diagnostic character at the rank of species in the fucalean algae.

**Key words:** Fucales, *Sargassum*, *Sargassum patens*, vesicle's medullary strand

日本産の褐藻綱ヒバマタ目にはヒバマタ科、ウガノモク科、ホンダワラ科が知られ、現在までに9属82種が記載されている(吉田ほか1995)。藻体は付着器、主枝、側枝、葉、生殖器床からなり、例外なく気胞を持っている。

気胞の内部は気体で満たされて、水中で浮力を得る器官であるといわれ、その研究は形態学、生理学あるいは分類学的な観点からいくつか行われている。たとえば、Damant(1937)は気胞の浮力と内部の気体の研究を行った。猪野(1956)は気胞の中空部の形成に関する研究を、そして吉田(1984a, 1984b)は気胞の外部形態、特に外形、冠葉の有無、柄の形態、翼といわれる側部への張り出し等の形態を研究し、それらの種の階級の分類形質としての重要性に論及した。なお Nicholson

and Briggs(1972)はコンブ目 *Nereocystis* の気胞内の付け根付近における網状の糸状組織の存在について報告している。しかしいずれの論文もヒバマタ目の気胞内部の構造については言及していない。

今回ヤツマタモクなどの気胞内に上下につながる、やや透明な糸状組織を観察したので、これを気胞内髓糸(vesicle's medullary strand)と名付け、ヒバマタ目藻類のいくつかの種についてこの組織の有無を調査し、気胞内髓糸がよく発達しているヤツマタモクを中心に特にその構造や形成の過程を観察し、気胞内髓糸とさらに枝や葉に形成される髓層との形態の比較を行った。

### 材料と方法

野外で採集し、海水を含ませたまま研究室に持ち帰り、10%ホルマリンで固定し、冷蔵保存した標本を用いた。また東京水産大学藻類学研究室標本庫所蔵(MTUF-AL)のさく葉標本も用いた。気胞内髄糸の有無は安全カミソリによる徒手切片法を用いて作製した試料について実体顕微鏡で確認した。気胞内髄糸、気胞の基部、枝や葉の髄層の断面の観察には、パラフィン包埋法、樹脂包埋法により作製した切片や連続切片を使用した。観察は実体顕微鏡および光学顕微鏡を行い、必要に応じて写真撮影を行った。調査した種と採集データをTable 1に示す。

### 結果

#### 1) ヒバマタ目の気胞内髄糸の有無

静岡県産(1997年10月; MTUF-AL-21010)のヤツマタモク(*Sargassum patens*)の気胞(Figs. 1, 2)の内部に透明感のある白色をした1~数本の糸が、気胞の基部から先端部にかけて張られるように存在するのを観察した。気胞内髄糸は気胞の中心部に生じ、長軸方向に張られており、ヤツマタモクの試料中では小形の気胞(長径2mm, 短径1.5mm)や大形の気胞(長径16mm, 短径11mm)のいずれにおいても観察され、気胞の大小にかかわりなく気胞内髄糸は存在していた。また気胞内髄糸は特定の個体だけでなく、周辺に生育するヤツマタモクの個体の全てに存在していた。

次にヤツマタモクの気胞内髄糸は、地域や季節に特有のものなのか、あるいはヒバマタ目の他種には存在するか否かを明らかにするために、各地から採集した多くの標本(乾燥標本を含む)についてその有無を調査し、以下の結果を得た。

静岡県産のヤツマタモクでは周年を通じて気胞内髄糸が存在する。神奈川県産では2月、5月、7月、千葉県産では5月、新潟県産では5月、7月、鳥取県産では1月、島根県産では6月に採集された個体のいずれからも気胞内髄糸の存在を確認した。また静岡県下田産のヤツマタモクの変種(*S. patens* var. *schizophyllum*; MTUF-AL-21051)にも気胞内

髄糸は存在していた。

さらにウガノモク科2種とホンダワラ科23種について気胞内髄糸の有無を調査した結果、ウガノモク科で下記の1種、ホンダワラ科で下記の4種にその存在を確認した。

ホンダワラ科のシロコモク(*Sargassum kushimotense*)：個体の一部の気胞に気胞内髄糸は存在していた(Fig. 3; MTUF-AL-21021)。

アカモク(*Sargassum horneri*)：全ての個体の気胞に気胞内髄糸は存在していた。気胞内髄糸の直径は64~120μmで、ヤツマタモクの約1/2である(Fig. 4; MTUF-AL-21031)。

カラクサモク(*Sargassum pinnatifidum*)：全ての気胞に気胞内髄糸は存在していた(Fig. 5; MTUF-AL-21025)。

ウガノモク科のジョロモク(*Myagropsis myagroides*)：一部の気胞に気胞内髄糸は存在していた(Fig. 6; MTUF-AL-21004)。

ヒジキ(*Hizikia fusiformis*)：気胞内髄糸は幼体期の気胞により多く存在していた。その直径は150~400μmであり、ヤツマタモクのそれと比較してやや太い(Fig. 7; MTUF-AL-21052)。

一方、オオバモク(*Sargassum ringgoldianum*)では気胞の基部に白色をした糸状組織が見られた(Fig. 8; MTUF-AL-21040)。この組織はヤツマタモクのように直線状に張るのではなく、くもの巣状に気胞の内壁に沿ったり、基部から広がったりするように存在していた。神奈川県三浦市の個体(MTUF-AL-21039)でも気胞内の形状は静岡下田産の標本と同様であった。Table 2に気胞内髄糸をもつ分類群の一覧をあげる。

なお参考までに気胞内髄糸が存在しなかつたホンダワラ科オオバノコギリモク(*Sargassum giganteifolium*)とウガノモク科ウガノモク(*Cystoseira hakodatensis*)の気胞の内部を示しておく(Figs. 9, 10)。

#### 2) ヤツマタモクの気胞内髄糸の形態

1998年7月に採集した静岡県下田産ヤツマタモク20個体の気胞300個について、気胞内髄糸の形態を観察し、下記の結果を得た。

気胞内髄糸は気胞の基部から先端部にかけて1~数本が直線状に張るように伸びているが、なかには基部から先端部の途中で二叉ま

Table 1. Specimens examined and their collection data. Numbers in parentheses are numbered in MTUF-AL

<b>Cystoseiraceae ウガノモク科</b>	
1 <i>C. hakodatensis</i> (Yendo) Fensholt	ウガノモク 北海道厚岸町1997-6-22 (21001); 北海道室蘭市1999-7-12 (21002)
2 <i>M. myagroides</i> (Mertens)	Myagropsis ジヨロモク属 千葉県館山市坂田1999-5-16 (21003); 千葉県館山市沖ノ島1999-5-17 (21004)
<b>Sargassaceae ホンダワラ科</b>	
3 <i>S. patens</i> C. Ag.	Sargassum ホンダワラ属 ヤツマタモク 千葉県館山市坂田1999-5-16 (21005); 千葉県館山市沖ノ島1999-5-17 (21006); 神奈川県三浦郡葉山町芝崎1977-5-3 (21007); 神奈川県横須賀市荒崎1997-7-10 (21008); 神奈川県逗子市小坪1996-12-27 (21009); 静岡県下田市鍋田1997-10-2 (21010), 1997-11-27 (21011), 1997-12-28 (21012), 1998-2-7 (21013), 1998-7-10 (21014), 1998-10-4 (21015), 1999-9-9 (21016); 新潟県西蒲原郡岩村1997-5-27 (21017); 新潟県佐渡郡姫崎1999-7-23 (21018); 烏取縣鳥取市鳥取砂丘1995-1-26 (21019); 島根県八束郡美保関1999-6-1 (21020). (ヤツマタモクの1変種 <i>S. patens</i> var. <i>schizophyllum</i> Yendo) 静岡県下田市鍋田1998-7-10 (21051).
4 <i>S. kushimotense</i> Yendo	シロコモク 千葉県富津市1999-6-17 (21021); 熊本県天草郡苓北町1999-8-31 (21022, 21023); 静岡県下田市鍋田1999-9-9 (21024)
5 <i>S. pinnatifidum</i> Harvey	カラクサモク 熊本県天草郡苓北町1999-8-31 (21025)
6 <i>S. confusum</i> C. Ag.	フシスジモク 北海道忍路1999-7-16 (21026)
7 <i>S. fulvellum</i> (Turner)	C. Ag. ホンダワラ 静岡県下田市鍋田1999-9-9 (21027)
8 <i>S. giganteifolium</i> Yamada	オオバノコギリモク 神奈川県鎌倉市材木座1979-6-20 (21028)
9 <i>S. hemiphyllum</i> (Turner)	C. Ag. イソモク 静岡県下田市鍋田1997-10-26 (21029)
10 <i>S. horneri</i> (Turner)	C. Ag. アカモク 神奈川県三浦市三戸浜1978-7-15 (21030); 静岡県下田市鍋田1998-2-26 (21031)
11 <i>S. macrocarpum</i> C. Ag.	ノコギリモク 千葉県館山市坂田1999-5-16 (21032); 島根県八束郡美保関1999-6-1 (21033)
12 <i>S. micracanthum</i> (Kuetzing)	Endlicher トゲモク 千葉県館山市沖ノ島1999-5-17 (21034)
13 <i>S. miyabei</i> Yendo	ミヤベモク 北海道室蘭市1999-7-12 (21035)
14 <i>S. muticum</i> (Yendo)	Fensholt タマハハキモク 静岡県下田市鍋田1987-4-2 (21036)
15 <i>S. nigrifolium</i> Yendo	ナラサモ 神奈川県横須賀市荒崎1996-3-20 (21037)
16 <i>S. okamurae</i> Yoshida & T. Konno	ヒラネジモク 神奈川県三浦郡葉山町芝崎1997-6-8 (21038)
17 <i>S. ringgoldianum</i> Harvey	オオバモク 神奈川県三浦市毘沙門1997-10-15 (21039); 静岡県下田市鍋田1987-4-2 (21040)
18 <i>S. siliquastrum</i> (Mertens)	C. Ag. ヨレモク 千葉県館山市坂田1999-5-16 (21041)
19 <i>S. thunbergii</i> (Mertens)	Kuntze ウミトラノオ 神奈川県横須賀市荒崎1997-4-20 (21042)
20 <i>S. yamadae</i> Yoshida & T. Konno	アズマネジモク 静岡県下田市鍋田1987-4-3 (21043)
21 <i>S. yamamotoi</i> Yoshida	ヨレモクモドキ 千葉県館山市坂田1999-5-16 (21044)
22 <i>S. duplicatum</i> Bory	フタエモク 島根県八束郡美保関町1999-6-1 (21045)
23 <i>S. yendoi</i> Okamura & Yamada	エンドウモク 千葉県館山市坂田1999-5-16 (21046); 千葉県富津市1999-6-17 (21047)
24 <i>S. piluliferum</i> (Turner)	C. Ag. マメタワラ 千葉県富津市1999-6-17 (21048)
<b>Hizikia</b> ヒジキ属	静岡県下田市鍋田1998-7-10 (21052); 千葉県館山市沖ノ島1999-5-17 (21049)
25 <i>H. fusiformis</i> (Harvey)	Okamura ヒジキ 沖縄県石垣島市底地ビーチ1999-7-3 (21050)
<b>Turbinaria</b> ラッパモク属	
26 <i>T. ornata</i> (Turner)	J. Ag. ラッパモク

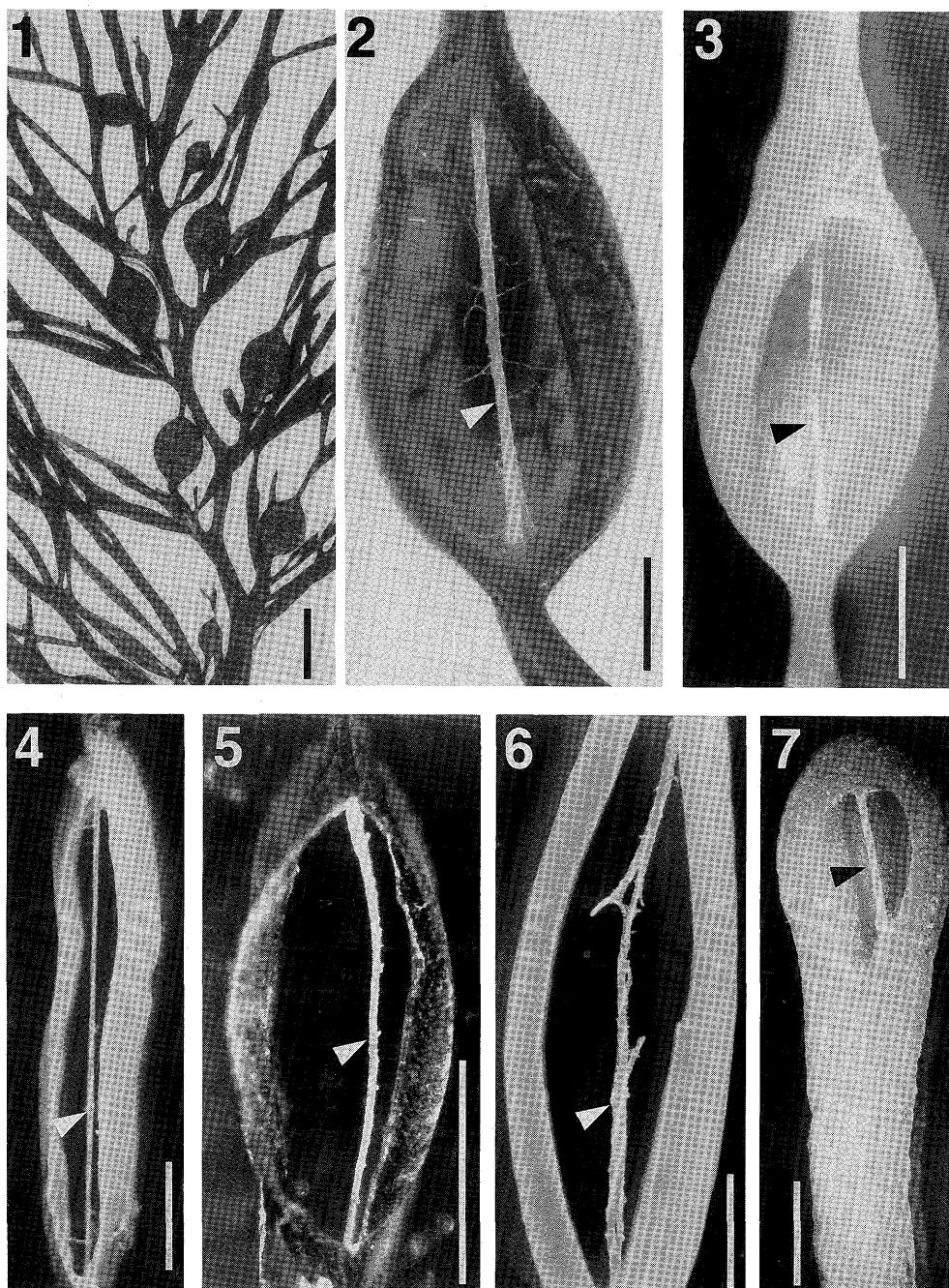


Fig. 1. Branches with vesicles of *Sargassum patens*. Scale bar=1 cm. Figs. 2–7. Vesicle's medullary strands inside the vesicles. 2. *Sargassum patens*. 3. *S. kushimotense*. 4. *S. horneri*. 5. *S. pinnatifidum*. 6. *Myagropsis myagroides*. 7. *Hizikia fusiformis*. Scale bar=2 mm.

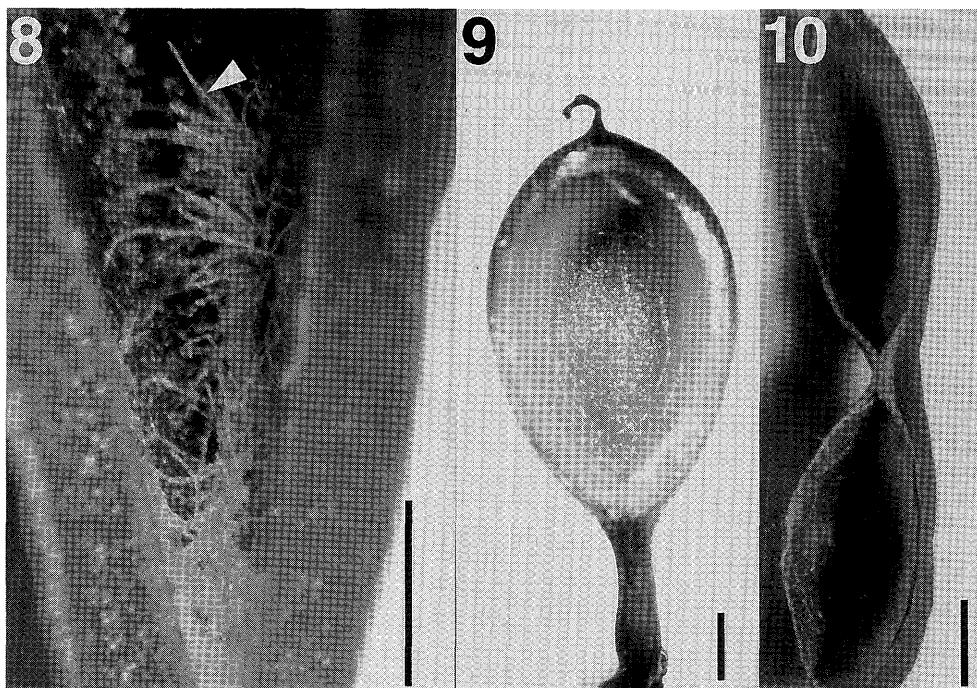


Fig. 8. Filamentous tissue inside a vesicle in *Sargassum ringgoldianum*. Scale bar=2 mm. Figs. 9–10. Vesicles without vesicle's medullary strand. 9. *Sargassum giganteifolium*, 10. *Cystoseria hakodatensis*. Scale bar=2 mm.

たは三叉に分枝するものや気胞内髄糸から気胞の内壁に向かって伸びるものもある。いずれの場合も基部からの気胞内髄糸は常に1本であるが、それを気胞の内から外へ取り出すと透明感が薄れ、白色から黄色味を帯びるようになり、直線状であった気胞内髄糸は多少弓形になる。気胞内髄糸は、長さ2–8 mm、その横断面の長径112–224 µm、短径90–203 µmであり、長径と短径の比は1:0.7で、その全形はほぼ橢円形である。一本の気胞内髄糸は100–150の密なる糸状細胞によって構成されており、その中心部は円形ないし橢円形の空洞である。空洞の直径は気胞内髄糸の直径のおよそ1/2～1/5である。

気胞内髄糸を構成する糸状細胞の形状は概ね棍棒状であり、その長さは126–225 µm、直径は14–28 µm、厚さ1–3 µmの細胞壁をもつ。横断面で見ると糸状細胞の多くは主に六角形であるが、五角形や八角形のものもあるい

はそれ以上の多角形も見られる(Fig. 11)。また多くの糸状細胞は上下の接触面に多少の膨らみをもち、2個のラッパが向き合うような形を呈する(Fig. 12)。糸状細胞の内側には1–2 µmの球状の顆粒が多数存在し、特に細胞の上下の接触面に多い。

### 3) ヤツマタモクの枝と葉の髄層の糸状細胞から気胞内髄糸への変化

ヤツマタモクの枝の長さは、時に1 mにも達する。観察に供した枝はその基部から約10 cm上方にある直径約4 mmのもので、その髄層内の糸状細胞は、長さ124–220 µm、幅10–28 µmで、細胞の上下の接触面は膨らみをもつ。横断面は円形で一部六角形である。

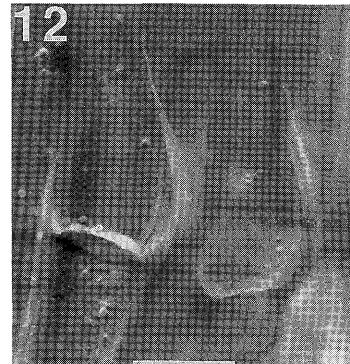
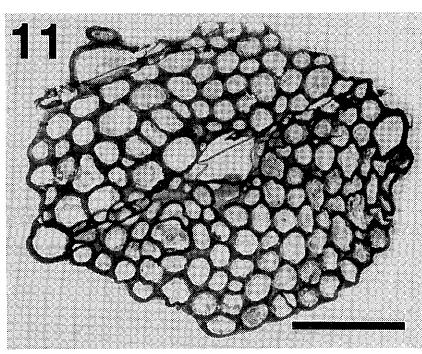
また、葉は枝の基部から約20 cm上方から側生する長さ9 cm、幅8 mmのもので、髄層内の糸状細胞は長さ112–196 µm、幅12–24 µmで、枝のものと同様、糸状細胞の接触面は膨らみをもつ。その横断面は多くは六角形

Table 2. Taxa characterized by possessing the vesicle's medullary strand in Fucales

Taxa	Presence of vesicle's medullary strand
Cystoseiraceae, <i>Myagropsis</i> <i>M. myagroides</i> ジヨロモク	○
Sargassaceae, <i>Sargassum</i> , subgenus <i>Schizophycus</i> <i>S. patens</i> ヤツマタモク	○
<i>S. patens</i> var. <i>schizophyllum</i> ヤツマタモクの変種	○
<i>S. kushimotense</i> シロコモク	○
<i>S. pinnatifidum</i> カラクサモク	○
Sargassaceae, <i>Sargassum</i> , subgenus <i>Bactrophycus</i> <i>S. horneri</i> アカモク	○
<i>S. ringgoldianum</i> オオバモク	△
Sargassaceae, <i>Hizikia</i> <i>H. fusiformis</i> ヒジキ	○

○ Presence in all vesicles, ○ Presence in a part of vesicles.

△ Presence of filamentous tissue like a brush at the base of vesicles.



Figs. 11–12. Structure of a vesicle's medullary strand in *Sargassum patens*. 11. Cross section of a vesicle's medullary strand. Scale bar=100 μm. 12. Trumpet hyphae in a vesicle's medullary strand. Scale bar=20 μm.

となる。

さらに枝と気胞の境界部分、すなわち気胞基部の髓層の横断面をパラフィン切片により観察した結果、次のような過程で枝の髓層の糸状細胞は、気胞内髓糸に変化することが明らかとなった (Fig. 13). (1) 気胞直下の柄の部分では枝と同様、表層、厚い皮層、髓層からなる。 (2) 気胞基部では皮層と髓層に間

隙が生じ、髓層を構成する糸状細胞の一部が皮層から離れる。(3) 気胞の内部に向かうにつれてこの間隙が広くなり、髓層の糸状細胞群は一部皮層から離れる。(4) 気胞の内部では皮層と髓層の間隙はさらに広くなり、独立した束としてまとまりをみせていた髓層の糸状細胞群は皮層から離れ、のちに皮層と髓層の間に残存して気胞内髓糸となる。

## 考 察

ホンダワラ類における気胞の形態は、種の階級の重要な分類形質となっている。吉田(1984b)は気胞の大きさや外形、冠葉の有無とその形態などを分類形質としている。本研究では、気胞内髄糸の有無と形態をヒバマタ目に属する26種について調査した。特にヤツマタモクについては、日本各地における様々な季節に採集した標本及び20年以上も前に採集された乾燥標本等を用いて詳細に観察を行った。その結果、ヤツマタモクの気胞内髄糸は(1) 気胞の大小にかかわりなく、(2) 通年存在し、(3) 地理的に生育の異なる地域(千葉、神奈川、静岡、新潟、鳥取、島根)の個体にも、また(4) 静岡県産のヤツマタモクの変種(*S. patens* var. *schizophyllum*)にも存在することが明らかとなり、気胞内髄糸はヤツマタモクの分類形質として採用しうると結論できる。また1977年に採集・作成した標本の気胞にそれが確認できたことは、気胞内髄糸は標本室でもこの種の同定に有用な形質であることを示している。さらにヤツマタモクが属する *Schizophycus* 亜属内の近縁種であるシロコモク (*S. kushimotense*) およびカラクサモク (*S. pinnatifidum*) には共に気胞内髄糸が存在した。このことから葉と枝の分化の

程度が低く、気胞に冠葉があることで特徴づけられるこの亜属(吉田 1986)内の他の種にも気胞内髄糸の存在が推測される。

ヤツマタモクと分類上での類縁性の低いアカモク、ジョロモクにも気胞内髄糸が存在するが、これはそれらの種に特有な形質であると考えられる。オオバモクは気胞の内壁に沿って糸状組織が存在するが、それは気胞内髄糸と相同と思われる。おそらくこの種の組織は気胞内髄糸への移行的な形質と考えられる。ヒジキはそれが幼体期の気胞により多く見られるが、成熟した気胞にあまり見られないところから、気胞の発達につれて気胞内髄糸は消滅してしまうようである。今後それについては個体内での分布の研究を行う必要がある。

調査したヒバマタ目26種のうち、6種に気胞内髄糸が存在し、20種には存在しなかった(Table 1)。これらの種では気胞内髄糸が種の識別形質になり得ると考える。今後ヒバマタ目の他の種におけるその存在の確認を進めたい。

ホンダワラ科藻類の枝や葉の内部は表層、皮層、髄層の3層の組織からなる(猪野 1956)。皮層は表層の内側にある数列の細胞層で、円形、多角形および長方形による小形の細胞からなり、表層細胞に比して細胞内の

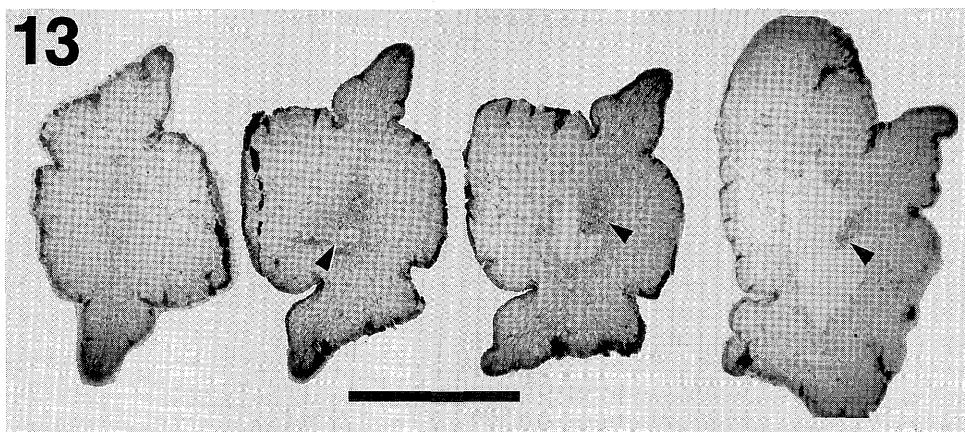


Fig. 13. Four sequenced cross sections from the basal part (left) to the inside (right) of a vesicle in *Sargassum patens*. Three arrowheads (▲) show the space inside a vesicle and a vesicle's medullary strand gradually detached from the medullary layers, respectively. Scale bar=1 mm.

葉緑体の数は少量である。髓層はその内側から中心までをいい、長軸方向に走る細長い細胞により構成され葉緑体はなく、その部分は通道組織とみられる (Oltmanns 1923, 岡村 1930, 猪野 1956)。皮層にも一部縦方向に連なる糸状細胞が混在するが、それらは髓層のものより短く直径は太い。そのため Oltmanns (1923) は、皮層の糸状細胞を「柔細胞」(Parenchymzelle) と呼んで髓層の糸状細胞と区別している。気胞は「特殊な枝または枝の一部」(広瀬 1975, 殖田ほか 1973), もしくは「葉から変形したもの」(猪野 1956, 吉田 1984a) とされ、枝や葉と同様に表層、皮層、髓層に区分される。また猪野 (1956) は、「ヒバマタ目の髓層の糸状細胞はその 2 個の接する節のところは膨れて、ちょうど漏斗を合わせた形に見える」と述べている。今回ヤツマタモクの気胞の組織の観察結果から、気胞内髓糸は糸状細胞が集まってできていることが明らかとなった。この糸状細胞を枝や葉のものと比較すると、細胞の接触面に膨らみがあるラッパ状である点と、長さが直径のおよそ 10 倍におよぶ点で類似する。このことから気胞内髓糸は葉や枝の髓層内の糸状細胞と相同であると結論する。さらに気胞を持つ枝の部分から気胞基部までの横断面の連続切片による観察から、枝の髓層を構成する糸状細胞の一部が気胞の中心部に残存したもの、それが「気胞内髓糸」であると結論する。

本研究を行うにあたり、有益なご助言をいただいた前筑波大学下田臨海実験センター長横濱康継博士、一部の種の同定をしていただいた北海道大学名誉教授吉田忠生博士、東京水産大学今野敏徳博士、並びに採集等にご協力いただいた筑波大学植物系統分類学研究室ならびに東京水産大学藻類学研究室の方々に謝意を表します。

#### 引用文献

- Damant G. C. C. 1937. Storage of oxygen in the bladder of the seaweed *Ascophyllum nodosum* and their adaptation to hydrostatic pressure. *J. Exp. Biol.* 14: 198-209.  
 広瀬弘幸 1975. 藻類学総説. 507 pp. 内田老鶴園, 東京.  
 猪野俊平 1956. 植物組織学. 604 pp. 内田老鶴園,

東京.

- Nicholson N. L. and Briggs W. R. 1972. Translocation of photosynthate in the brown algae *Nereocystis*. *Amer. J. Bot.* 59: 97-106.  
 岡村金太郎 1930. 藻類系統学. 522 pp. 内田老鶴園, 東京.  
 Oltmanns F. 1923. Morphologie und Biologie der Algen. Vol. 2. 439 pp. Gustav Fischer, Jena.  
 殖田三郎, 岩本康三, 三浦昭雄 1973. 水産植物学. 643 pp. 恒星社厚生閣, 東京.  
 吉田忠生 1984a. ホンダワラ類の分布と分類 (1). 海洋と生物 34: 337-340.  
 —— 1984b. ホンダワラ類の分布と分類 (2). 海洋と生物 35: 432-438.  
 —— 1986. ホンダワラ類の分布と分類 (12). 海洋と生物 45: 298-301.  
 —— 1998. 新日本海藻誌. 1222 pp. 内田老鶴園, 東京.  
 ——, 吉永一男, 中島 泰 1995. 日本産海藻目録 (改訂版). 藻類 43: 115-171.

#### 摘要

ヒバマタ目の幾種類かの藻類で、気胞の内部を上端から下端につながるほとんど無色透明な糸状組織を観察し、この組織を気胞内髓糸 (vesicle's medullary strand) と名づけた。この目に属する 26 種について気胞内髓糸の有無を調査したところ、ウガノモク科ジョロモク属 1 種 (ジョロモク), ホンダワラ科ヒジキ属 1 種 (ヒジキ), ホンダワラ属 4 種 (アカモク, シロコモク, ヤツマタモク, カラクサモク) の計 6 種でその存在が確認された。この気胞内髓糸は、種によりその構造に多少の違いが見られるが、季節や分布地や齢に関係なく普遍的に存在していた。ヤツマタモクについて特に詳しい形態観察を行った結果、気胞内髓糸について、以下のことが明らかになった。1) 气胞内髓糸は 100-150 本の糸状細胞糸が集まって構成される。2) その中心部は空洞である。3) 糸状細胞の上下の接触面はラッパ状に膨らむ。4) 气胞内髓糸の糸状細胞糸は枝や葉のそれと形態的に類似する。これらの結果から、1) 气胞内髓糸は髓層を上下に連なる糸状細胞の一部が残されたものである、2) この糸状細胞は上下の接触面でラッパ状になることから、葉や枝の髓層の糸状細胞と相同と考えられる、3) ヤツマタモクを含む上記 6 種では、気胞内髓糸の有無は種の識別形質として有効である、と結論した。